

Los carábidos: un vistazo a los escarabajos de suelo

The carabids: a look at the ground beetles

Rafael Cerón-Gómez y Juan Márquez

Resumen

Los escarabajos carábidos son una familia diversa de coleópteros, siendo uno de los grupos más populares y fascinantes en términos de morfología y evolución. Estos insectos desempeñan un papel vital en diversos ecosistemas debido a sus hábitos de vida, lo que los convierte en un recurso fundamental para estudios ecológicos y forestales. En este trabajo se presenta de manera clara y concisa el origen de los carábidos, su abundancia a nivel mundial y nacional, sus características morfológicas distintivas, sus patrones de comportamiento y su relevancia ecológica. El objetivo principal es proporcionar un panorama general del conocimiento sobre este grupo de escarabajos.

Palabras clave: escarabajos carábidos, coleópteros, diversidad, evolución, ecosistemas.

Abstract

Carabid beetles are a diverse family of coleopterans, being one of the most popular and fascinating groups in terms of morphology and evolution. These insects play a vital role in various ecosystems due to their lifestyle habits, making them a fundamental resource for ecological and forestry studies. This work presents, in a clear and concise manner, the origin of carabid beetles, their global and national abundance, distinctive morphological characteristics, behavioral patterns, and ecological relevance. The main objective is to provide a comprehensive overview of the knowledge about this group of beetles.

Keywords: carabid beetles, coleopterans, diversity, evolution, ecosystems.

CÓMO CITAR ESTE TEXTO

Cerón-Gómez, Rafael y Márquez, Juan. (2023, julio-agosto). Los carábidos: un vistazo a los escarabajos de suelo. *Revista Digital Universitaria (RDU)*, 24(4). <http://doi.org/10.22201/cuaieed.16076079e.2023.24.4.11>

Rafael Cerón-Gómez

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH)

Biólogo por la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH) y Maestro en Ciencias Biológicas por la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATX). Ha participado como ponente en diversos congresos tanto nacionales como internacionales, así como organizador e instructor en cursos y talleres dedicados al monitoreo de fauna silvestre con énfasis en coleópteros. Sus principales intereses son el estudio de la diversidad, taxonomía, evolución y conservación de coleópteros de la familia Carabidae utilizando la sistemática filogenética, la biogeografía y los análisis de diversidad. Su trabajo se concentra en investigar la diversidad de carábidos en el estado de Hidalgo y a nivel nacional. Actualmente cursa el doctorado en el Centro de Investigaciones Biológicas de la UAEH.

 rafael.ceron.gomez@gmail.com

 orcid.org/0000-0001-7419-1928

Juan Márquez

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH)

Profesor e investigador de tiempo completo adscrito al Área Académica de Biología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH). Imparte cursos en la Licenciatura en Biología, así como en los posgrados en Biodiversidad y Conservación. Ha sido director de once tesis de licenciatura, una de maestría y tres de doctorado. Cuenta con el Perfil Deseable PRODEP/SEP y pertenece al Sistema Nacional de Investigadores, nivel 2. Ha publicado más de setenta artículos científicos, así como varios capítulos de libros; es editor de dos libros y autor de otro. Es el responsable de la colección entomológica institucional. Sus líneas de investigación son la sistemática y biogeografía de algunos grupos de insectos, como coleópteros y odonatos.

 marquezorum@gmail.com

 orcid.org/0000-0001-5423-3545

Introducción

El orden Coleoptera es el grupo de animales más diverso, con 389,755 especies (Zhang, 2013), que representa aproximadamente el 25% de la biodiversidad mundial, el 30% del phylum Arthropoda y el 36% de la clase Insecta (Bouchard et al., 2017; Mchugh y Liebherr, 2009). Este orden está dividido en cuatro grupos o subórdenes: Archostemata, Myxophaga, Polyphaga y Adephaga. Los carábidos son una familia de escarabajos terrestres que pertenecen al suborden Adephaga, el cual se divide a su vez en dos grandes grupos: Hydradephaga, que incluye algunas familias de hábitos acuáticos, y Geadephaga, donde se encuentran los carábidos, que son de hábitos terrestres (Bousquet, 2012).

La familia Carabidae cuenta con cerca de 40,000 especies descritas en todo el mundo, por lo que es la tercera familia más diversa del orden Coleoptera (Bouchard et al., 2017). Estos escarabajos han logrado habitar en la mayoría de los ambientes y ecosistemas conocidos, estando presentes en casi todos los continentes, con excepción de la Antártida. Su éxito evolutivo, así como su gran abundancia, son indicativos de que los carábidos cumplen con funciones ecológicas muy importantes. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es dar a conocer los aspectos generales de los carábidos, que ayuden a saber más sobre su origen evolutivo, su biología y hábitos de vida, los cuales son relevantes para entender su importancia en los ecosistemas, tanto naturales como modificados por el ser humano.

Diversidad de carábidos en México

México es uno de los países considerados megadiversos debido a la gran riqueza biológica que posee. Sin embargo, en estos escenarios generalmente se presenta una falta de especialistas dedicados al estudio de grupos muy particulares de flora y fauna, a este problema se le conoce como “impedimento taxonómico” (Dar et al., 2016; Delgado y Navarrete-Heredia, 2022); fenómeno que ha sido evidente en el estudio de los coleópteros en México. Si bien algunas familias de escarabajos son frecuentemente estudiadas y conocidas en el territorio nacional, este no es el caso de los carábidos, debido principalmente a la falta de especialistas en el país. A pesar de ello, se conoce una diversidad de 2,012 especies y 174 géneros (Cerón-Gómez et al., 2022), lo que representa poco más del 5% de la diversidad mundial de carábidos. Esta riqueza de especies está sustentada por el principal estudio antecedente de carábidos en México (Ball y Shpeley, 2000) y los pocos inventarios estatales recientes para los estados de Hidalgo y Sonora (Cerón-Gómez et al., 2022; Shpeley y Van Devender, 2022), por lo que la diversidad de estos coleópteros en México podría estar sumamente subestimada debido a la poca información existente.

Origen y evolución de los carábidos

Hasta ahora nuestro planeta es el único lugar del universo donde se reconoce a la vida en diferentes formas biológicas, las cuales han estado en un constante proceso de cambio evolutivo. Conocer el momento donde aparecieron cada una de estas formas de vida es un desafío titánico, incluso la propia edad de nuestro planeta aún es debatible, aunque las hipótesis más apoyadas indican unos 4,566 millones de años (White, 2007).

En el caso de los coleópteros, el momento de su aparición también ha resultado un tema debatible. Una de las hipótesis sobre su origen, sugiere que fue hace aproximadamente 285 millones de años, en el periodo Pérmico (Hunt et al., 2007); sin embargo, otra más reciente señala que su origen fue a mediados del Carbonífero, hace unos 317 millones de años (Baca et al., 2021), dando paso en los siguientes millones de años a una radiación de diferentes linajes actuales. El primer ancestro conocido de Adephaga se remonta al inicio de la era Mesozoica, en el Triásico inferior, 250 millones de años atrás. Para el Triásico superior, muchos de los escarabajos actuales ya se encontraban en la Tierra, incluida la familia Carabidae (Maddison et al., 2008; Ponomarenko, 1977). A partir de entonces han sido uno de los grupos de coleópteros más exitosos y diversos, encontrándolos en ambientes hostiles y contrastantes.

Si bien desde una perspectiva taxonómica los carábidos se encuentran bien definidos, existe un debate general entre los especialistas aún no resuelto acerca de los diferentes grupos de coleópteros que conforman a la familia Carabidae. Por ejemplo, los cicindelinos o escarabajos tigre, los traquipáquidos o falsos escarabajos de tierra y los risódidos o escarabajos de corteza arrugada, son algunos de los grupos en donde se ha discutido si cada uno de ellos debe formar su propia familia o si deben ser considerados como subfamilia dentro de la familia Carabidae. No obstante, esto no significa que sea imposible reconocer a los carábidos.

¿Cómo se reconoce a los carábidos?

Los carábidos presentan una variedad en tamaños, colores y formas, que los hace un popular grupo y atractivo dentro de la comunidad entomológica y para muchos coleccionistas aficionados. A pesar de esta variedad morfológica, poseen características distintivas que son importantes para su reconocimiento (figura 1). La cabeza es siempre más estrecha que el pronoto (parte del cuerpo que le sigue a la cabeza, con forma de disco y donde se encuentran ventralmente el primer par de patas) y que la base de los élitros (primer par de alas modificado en forma de estuche que protege al segundo par de alas y el abdomen); los ojos son generalmente prominentes; las antenas están insertadas entre los ojos y las mandíbulas, y tienen 11 artejos (piezas que forman parte de los apéndices articulados, principalmente antenas y patas); por último, las mandíbulas son grandes, afiladas y fuertes.

En vista ventral se puede observar una línea impresa llamada “sutura notopleural” claramente definida, ya que corre paralela al margen externo del pronoto (tal como se señala en la figura 1). Los élitros cubren en su totalidad el abdomen; muchas especies son braquípteras, lo que significa que el segundo par de alas, que son membranosas, está reducido y esto les impide volar. Los tres pares de patas son largas y delgadas, su último artejo se llama tarso y está dividido en cinco partes, a las que se las llama tarsómeros. Al observar un carábido en vista ventral, se aprecia que el primer segmento abdominal está dividido por el primer artejo de las patas posteriores (último par de patas) llamado coxa, y el segundo artejo, el trocánter, es más grande respecto a otras familias de escarabajos. La mayoría de las especies tienen coloraciones oscuras y opacas, pero también existen muchas especies con coloraciones iridiscentes y metálicas (figuras 1 y 2).

Figura 1. Vista dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de *Calosoma (Castrida) alternans* (Fabricius 1792), donde se muestran las características más relevantes para reconocer a los integrantes de la familia Carabidae. Abreviaturas, AA: artejos antenales, ABD: abdomen, CAB: cabeza, CX: coxa (retocada en color rojo), ELI: élitros, MAN: mandíbula, PM: palpos maxilares, PRO: pronoto, P1: patas anteriores, P2: patas medias, P3: patas posteriores, SA: segmentos abdominales, SNP: sutura notopleural (retocada en color rojo), TAR: tarsómeros, TOR: tórax. Crédito: J. Asiain.

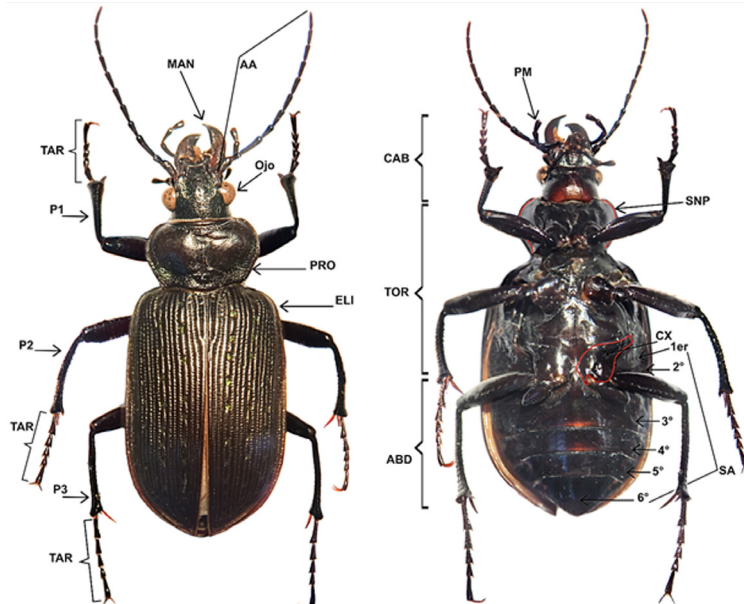
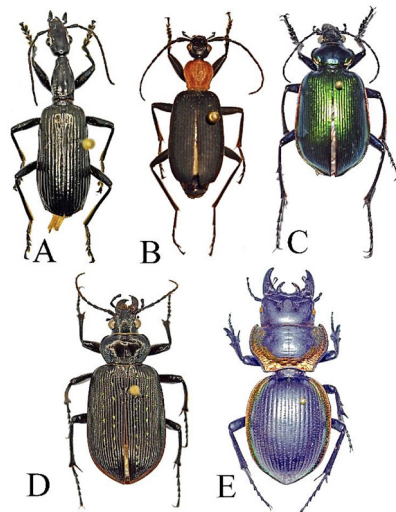


Figura 2. Ejemplares adultos de la familia Carabidae. A) *Agra* sp. Fabricius, 1801. B) *Galerita (Progaleritina) mexicana* Chaudoir, 1872. C) *Calosoma (Calosoma) auroinsectum* Chaudoir, 1850. D) *Calosoma (Castrida) alternans* (Fabricius 1792). E) *Mouhotia batesi*, Lewis 1879. Escala 2 mm. Crédito: elaboración propia.



Hábitos de vida

De manera general los carábidos son considerados de hábitos terrestres y nocturnos, es decir, presentan una mayor actividad por la noche que durante el día, resguardándose en la superficie del suelo, debajo de rocas o troncos, en las ramas de arbustos y árboles, o incluso habitando cuevas. Son predominantemente cazadores (buenos depredadores) incluyendo en su menú lombrices, caracoles, larvas, huevos y otros insectos, hasta pequeños animales vertebrados como ranas (figura 3).

Aunque también existen especies con otros tipos de hábitos alimenticios, siendo omnívoros (una variedad amplia de tipos de alimentos), saprófagos (materia orgánica en descomposición), necrófagos (carroña) o incluso hay quienes se alimentan de semillas, como algunas especies de la tribu Harpalini.

¿Por qué están en todas partes?

Como se mencionó anteriormente, los carábidos han podido dispersarse en todos los ambientes y ecosistemas que hay en nuestro planeta, encontrando grupos diversificados en los trópicos y hasta las zonas boreales (al norte del ecuador) y australes (al sur del ecuador), desde los desiertos hasta la helada tundra y desde el nivel del mar hasta elevaciones montañosas.



Figura 3. Larvas y adultos de *Calosoma angulatum* Chevrolet, 1834 alimentándose. A) Larvas devorando una cigarra; B) adultos devorando un anfibio. Crédito: elaboración propia.

Pero ¿cómo es posible que puedan estar en ambientes tan contrastantes? Esta situación no se debe a un solo factor. Existen trabajos científicos que documentan el éxito de algunas especies de carábidos en determinadas zonas y ambientes. En ellos utilizan diferentes atributos ecológicos, biogeográficos y evolutivos, lo que permite dar respuesta a dicha pregunta en casos particulares. Ejemplo de lo anterior, es cómo han logrado sobrevivir algunas especies en el desierto del Sahara, para este caso las especies de carábidos dependen de los nidos de las hormigas, ya que en su estado larval se alimentan de ellas y de los recursos de sus nidos hasta alcanzar el estado adulto (Dinter et al., 2002). En contraste en Europa, se tiene conocimiento sobre la notable actividad de los carábidos en la temporada invernal, en la que son depredadores de invertebrados invernales, y a la vez constituyen una fuente de alimento para algunos mamíferos que se encuentran activos durante todo el año (Jaskuła y Soszyńska-Maj, 2011).

Importancia ecológica y bioindicadores

Hablar de la importancia y del papel que desempeñan los organismos que habitan el planeta resulta un tanto evidente, ya que los ecosistemas mantienen su equilibrio debido al roll desempeñado por los diferentes grupos biológicos presentes en él.

Los carábidos cumplen un papel fundamental en los diversos procesos ecológicos en los que participan, debido a sus hábitos de vida, ya que cumplen con distintos roles en la dinámica del suelo, como la degradación de materia orgánica y la promoción de la aireación y filtración del agua (Paleologos, 2012). Además, al ser un grupo depredador, son muy útiles en el control natural de las poblaciones de otros organismos, incluyendo algunos considerados como plagas, entre ellas las larvas de moscas.

Por otra parte, gracias a su diversidad y facilidad de colecta, los carábidos son reconocidos como un grupo indicador de condiciones ambientales, debido a que tienen alta sensibilidad al entorno, respondiendo a cambios bióticos en la composición de los suelos, convirtiéndolos en una de las familias de coleópteros más utilizadas para analizar la salud ambiental, el impacto en el cambio del paisaje o evaluar la diversidad de los ecosistemas (Larochelle y Larivière, 2003).

Carábidos y la agricultura

La agricultura es una de las actividades esenciales dentro de la sociedad humana, ya que juega un papel crucial en la economía a diferentes niveles, ya sea local o regional. Gracias a los atributos depredadores de varias especies de carábidos, han sido utilizadas y estudiadas en hábitats agrícolas con distintos enfoques (Allen, 1979). Uno de los aspectos abordados, es conocer cuáles son las presas que consumen los carábidos en los hábitats agrícolas y saber si entre ellas existen organismos considerados como plaga. Otros estudios comparan las presas que consumen, en campos agrícolas, con respecto a aquellas de las que se alimentan en áreas no cultivadas, de esta manera se ha evaluado qué tan efectivos pueden ser los carábidos como controladores de plagas en los cultivos.

Uno de los temas más debatibles es la aplicación de agroquímicos como pesticidas, y los riesgos que implica su uso por la posible contaminación del suelo agrícola, los cultivos y el daño a la salud humana por su consumo. Ejemplo de esto, es la medición de las concentraciones de metales pesados o sustancias nocivas, que se hizo en campos de trigo en Italia (consecuencia del uso de pesticidas), utilizando la especie *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774), un carábido depredador generalista. Se encontraron diferentes patrones de concentración en los individuos colectados, pero determinaron la presencia de importantes cantidades de metales pesados acumuladas en los carábidos, lo que destaca la capacidad regulatoria de esta especie para la absorción de dichos metales, en

la que se encontró una mayor concentración de cobre, magnesio, zinc y cadmio, proporcionando datos referenciales donde se evidencian los posibles riesgos que tienen los agroquímicos hacia las tierras de cultivo (Naccarato et al., 2020).

Los carábidos en la cultura y la sociedad humana

A pesar de que nuestro mundo bien podría ser llamado “el planeta escarabajo”, en lugar de planeta Tierra (McHugh y Liebherr, 2009), debido a la gran diversidad de estos insectos, se debe considerar que lo que realmente abunda somos los seres humanos, y ya que los carábidos están por todas partes, es inevitable preguntarse: ¿qué sucede con esta interacción carábidos-humanos?

Desde los postulados de Linneo sobre la clasificación, taxonomía y nomenclatura de los seres vivos, se puede reconocer una relación entre la sociedad humana y los organismos, lo que se evidencia en los nombres con los que se conoce a los diferentes grupos biológicos. Por ejemplo, la palabra Coleoptera está conformada por los vocablos latinos *koleos* y *pteron* que significan “caja o estuche” y “alas” respectivamente, lo cual es evidente que alude a que el segundo par de alas se guarda sobre los élitros (primer par de alas endurecido) como si fuera un estuche. En la familia Carabidae, la palabra se deriva de griego *karabus* que significa “caminante” lo cual es una característica de este grupo de escarabajos (Zaragoza-Caballero et al., 2016).

Un aspecto social y muy importante, es conocer qué tan peligrosos pueden ser los carábidos para los humanos. La respuesta inmediata es: que son prácticamente inofensivos para las personas. Si bien algunos carábidos pueden excretar sustancias químicas, como mecanismo de defensa contra algunos organismos depredadores, esto no representa un peligro específico para los humanos, aunque es relativamente fácil identificar cuando esto sucede, debido al fuerte olor que pueden producir las sustancias excretadas. Algunas especies de carábidos, conocidas comúnmente como escarabajos bombarderos (particularmente las subfamilias Brachininae y Paussinae), poseen un par de glándulas pigidiales (esto es, al final del cuerpo) con las que “disparan” estas sustancias químicas con tal fuerza que asemeja una pequeña explosión, de ahí su apodo de bombarderos, aunque la mayoría de las especies no lo hace de la misma manera.

Como se ha comentado, los carábidos se pueden encontrar en cualquier ambiente, por lo que también están presentes en zonas con un alto grado de alteración antrópica, como las ciudades. De hecho, es frecuente encontrarlos en los suelos de parques, terrenos baldíos o en los jardines de las casas. El fenómeno de la urbanización, representa una amenaza por causar pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Fenoglio et al., 2019) y se sabe que las poblaciones de algunas especies de diferentes grupos de insectos han ido en declive en los últimos años, debido a las múltiples actividades antrópicas (Wagner et al., 2021).

En el caso de los carábidos es difícil generalizar una consecuencia para un grupo tan grande y diverso, ya que las respuestas y sensibilidad que presentan las especies de esta familia frente a la urbanización son variables. Puede inducir a cambios en el comportamiento, en la actividad estacional (que estén activos en ciertas época del año), las condiciones fisiológicas (en sus órganos internos y funciones vitales), el tamaño poblacional (incremento o decremento del número de organismos por especie) o incluso cambios en la diversidad genética (genes), taxonómica (linajes) o funcional (papel ecológico). Por esto, la inclusión de espacios verdes dentro de las ciudades, lo más parecido a los sitios antes de ser transformado por el humano, son fundamentales para la preservación de la diversidad de estos y otros insectos, lo que también significa una función recreativa y de conservación para la biodiversidad dentro de hábitats urbanos (Magura y Lövei, 2020).

Conclusiones

Los carábidos conforman uno de los grupos de coleópteros más diversos y relevantes para nuestro planeta, han podido distribuirse y adaptarse con gran éxito a los diferentes ambientes existentes, y son uno de los grupos de insectos más antiguos y exitosos actualmente conocidos. Desempeñan un rol primordial dentro de los ecosistemas naturales y transformados por el ser humano, lo que incluso los ha llevado a ser nuestros aliados forestales. Es importante tomar en cuenta que a pesar de su aspecto agresivo, son completamente inofensivos y no representan algún peligro para las personas o animales domésticos. Su conservación es un desafío que va implícito con la propia tarea de la preservación biológica, por lo que los estudios ecológicos, biogeográficos, taxonómicos y evolutivos son esenciales para establecer un mejor conocimiento sobre este fantástico grupo de escarabajos.

Agradecimientos. A Julieta Asiain (Laboratorio de Sistemática Animal, CIB-UAEH) por la toma y edición de algunas fotografías. A dos revisores anónimos cuyas sugerencias ayudaron a mejorar este trabajo.

Referencias

- ❖ Allen, R. T. (1979). The occurrence and importance of ground beetles in agricultural and surrounding habitats. En T. L. Erwin, G. E. Ball, D. R. Whitehead y A. L. Halpern (Eds.), *Carabid beetles their evolution, natural history, and classification* (pp. 485–505). Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague 1979. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9628-1_27
- ❖ Baca, S. M., Gustafson, G. T., Alexander, A. M., Gough, H. M. y Toussaint, E. F. A. (2021). Integrative phylogenomics reveals a Permian origin of Adephaga beetles. *Systematic Entomology*, 46(4), 968–990. <https://doi.org/10.1111/syen.12506>

- ❖ Ball, G. E. y Shpeley, D. (2000). Carabidae (Coleoptera). En J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento Vol. II.* (pp. 363–399). CONABIO.
- ❖ Bouchard, P., Smith, A. B. T., Douglas, H., Gimmel, M. L., Brunke, A. J. y Kanda, K. (2017). Biodiversity of Coleoptera. En R. G. Footitt y P. H. Adler (Eds.), *Insect Biodiversity: Science and Society Second edition* (pp. 337–417). Wiley-Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.1002/9781118945568.ch11>
- ❖ Bousquet, Y. (2012). Catalogue of Geadephaga (Coleoptera, Adephaga) of America, north of Mexico. *ZooKeys*, 245, 1–1722. <https://doi.org/10.3897/zookeys.245.3416>
- ❖ Cerón-Gómez, R., Márquez, J. y Ramírez-Ponce, A. (2022). Fauna de Carabidae (Insecta: Coleoptera) del estado de Hidalgo, México: Lista de especies, primeros registros y datos de distribución geográfica. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 38, 1–38. <https://doi.org/10.21829/azm.2022.3812495>
- ❖ Dar, G. H., Khuroo, A. A., Reddy, C. S. y Malik A. H. (2012). Impediment to Taxonomy and its impact on Biodiversity science: An Indian perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India, Section B Biological Sciences*, 82(2), 235–240. <https://doi.org/10.1007/s40011-012-0031-3>
- ❖ Delgado, L. y Navarrete-Heredia, J. L. (2022). ¿Cuántos taxónomos coleopterólogos hay en México? *Boletín de la Asociación Mexicana de Sistemática de Artrópodos*, 6(1), 5–8.
- ❖ Dinter, K., Paarmann, W., Peschke, K. y Arndts, E. (2002). Ecological, behavioural and chemical adaptations to ant predation in species of *Thermophilum* and *Graphipterus* (Coleoptera: Carabidae) in the Sahara desert. *Journal of Arid Environments*, 50, 267–286. <https://doi.org/10.1006/jare.2001.0850>
- ❖ Fenoglio, M. S., Rossetti, M. R. y Videla, M. (2019). Negative effects of urbanization on terrestrial arthropod communities: A meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 29(8), 1412–1429. <https://doi.org/10.1111/geb.13107>
- ❖ Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., St. John, O., Wild, R., Hammond, P. M., Ahrens, D., Balke, M., Caterino, M. S., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T. G., Bocakova, M., Bocak, L. y Vogler, A. P. (2007). A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*, 318(5858), 1913–1916. <https://doi.org/10.1126/science.1146954>
- ❖ Jaskuła, R. y Soszyńska-Maj, A. (2011). What do we know about winter active ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Central and Northern Europe? *ZooKeys*, 100, 517–532. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1543>
- ❖ Larochelle, A. y Larivière, M. C. (2003). *A natural history of the ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) of America north of Mexico*. Pensoft.
- ❖ Maddison, D. R., Moore, W., Baker, M. D., Ellis, T. M., Ober, K. A., Cannone, J. J. y Gutell, R. R. (2008). Monophyly of terrestrial adephagan beetles as indicated by three nuclear genes (Coleoptera: Carabidae and Trachypachidae). *Zoologica Scripta*, 38, 43–62. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00359.x>

- ❖ Magura, T. y Lövei, G. L. (2020). Consequences of urban living: Urbanization and ground beetles. *Current Landscape Ecology Reports*, 6, 9–21. <https://doi.org/10.1007/s40823-020-00060-x>
- ❖ Mchugh, J. V. y Liebherr, J. K. (2009). Coleoptera. En H. R. Vincent y T. C. Ring (Eds.), *Encyclopedia of Insects (second edition)* (pp. 183–201). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00062-X>
- ❖ Naccarato, A., Tassone, A., Cavaliere, F., Elliani, R., Pirrone, N., Sprovieri, F., Tagarelli, A. & Giglio, A. (2020). Agrochemical treatments as a source of heavy metals and rare earth elements in agricultural soils and bioaccumulation in ground beetles. *Science of the Total Environment*, 749, 1–35. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141438>
- ❖ Paleologos, M. F. (2012). *Los carábidos como componentes clave de la agrobiodiversidad. Su rol en la sustentabilidad de los agroecosistemas de vid de la zona de Berisso, provincia de Buenos Aires*. [Tesis de Doctorado no publicada]. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de la Plata.
- ❖ Ponomarenko, A. G. (1977). Suborder Adephaga. En L. V. Arnoldi, V. V. Zherikin, L. M. Nikritin y A. G. Ponomarenko (Eds.), *Mesozoic Coleoptera (in Russian)* (pp. 1-204) Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR.
- ❖ Shpeley, D. y Van Devender, T. (2022). An annotated checklist of ground beetles (Insecta: Coleoptera: Carabidae) occurring in the state of Sonora, Mexico with descriptions of new species and notes about some collection localities. *Dugesiana*, 29(1), 41–137. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v29i1.7158>
- ❖ Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R. y Stopak, D. (2021) Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(2), 1–10. <https://doi.org/10.1073/pnas.202398911>
- ❖ White, R. S. (2007). La edad de la tierra. *Documentados Faraday*, 8, 1–4. https://www.fliedner.es/media/modules/editor/cienciayfe/docs/faraday/documento_faraday_8_de_white.pdf
- ❖ Zaragoza-Caballero, S., Navarrete-Heredia, J. L. y Ramírez-García, E. (2016). *Temolines. Los coleópteros entre los antiguos mexicanos*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- ❖ Zhang, Z.-Q. (2013). Phylum Arthropoda. *Zootaxa*, 3703, 17–26. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.6>